云 南 植 物 研 究　2009，31 (1)：82～88
Acta Botanica Yunnanica　DOI：10.3724 SP.J.1143.2009.08056

氮素对红波罗花光合作用和生长的影响

雷鸣[1,2]，李树云[1]，张石宝[1]，胡虹[1]

(1 中国科学院昆明植物研究所，云南 昆明　650204；2 中国科学院研究生院，北京　100049)

摘要：以三年生红波罗花为试验材料，比较了不同氮处理下植株的叶片性状、气体交换特性、叶氮分配、叶绿素荧光和生长参数，探讨了在高山环境中氮素对红波罗花光合特性和生长的影响。结果表明：不施氮时，虽然红波罗花减少了叶氮在捕光复合体中的分配，但还是出现了光抑制现象，并且由于叶氮含量 (N)、叶绿素含量 (Chl) 和叶氮在光合组分中的分配量是最少的，导致光合能力最低，生长最缓。随外界施氮量的增加，红波罗花的 N，Chl，叶肉厚度、叶氮在光合组分中的分配量 (N_R、N_B、N_L)，光能利用效率均随之增加，光合能力相应增强。三个施氮处理中，红波罗花分配给生物力能学组分的叶氮 (N_B) 多于分配给 Rubisco 的 (N_R)，从而导致 J_{max} V_{cmax} 增加，有利于其适应高山低温和高光强。施氮量增加，植株的相对生长速率 (RGR) 增加，这对于红波罗花当年的开花繁殖，以及来年的生长发育都非常有利。当施氮量超过 0.2 g kg 基质时，植株的 N，Chl，叶肉组织厚度、光合速率以及 RGR 都不再显著增加，因此当土壤中纯氮含量为 220～230 mg kg 时，即能满足红波罗花较佳光合和生长所需。

关键词：红波罗花；氮素；光合作用；叶绿素荧光；生长

中图分类号：Q 945　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253-2700 (2009) 01-082-07

Effects of Nitrogen on Photosynthesis and Growth in *Incarvillea delavayi* (Bignoniaceae)

LEI Ming[1,2]，LI Shu-Yun[1]，ZHANG Shi-Bao[1]，HU Hong[1]**

(1 *Kunming Institute of Botany*，*Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650204，China；
2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*，Beijing 100049，China)

Abstract：To investigate the effects of nitrogen fertilization on the photosynthetic capacity and growth of three-year old potted-plants of *I. delavayi*，an alpine herb，the effects of nitrogen supply on the foliage traits，gas exchange response curves，leaf nitrogen partitioning，chlorophyll fluorescence parameters and growth parameters were examined. The results showed that when the nitrogen supply was 0 g kg，severe photoinhibition occurred though the leaf nitrogen allocation to light harvesting system complex decreased in *I. delavayi*. In addition，the leaf nitrogen content allocated to the photosynthetic components was smallest among all treatments，which resulted in the worst photosynthetic capacity and slowest relative growth rate of whote plant (RGR). With nitrogen supply increased，the leaf nitrogen content (N)，chlorophyll content (Chl)，leaf nitrogen content allocated to the photosynthetic components (N_R、N_B and N_L) and light utility efficiency increased correspondingly，and it contributed to photosynthetic capacity enhancing. Because the leaf nitrogen content allocated to bioenergetics was more than to Rubisco，after offering nitrogen fertilizer，J_{max} V_{cmax} increased，which helped *I. delavayi* adapt to the alpine environment，such as lower temperature and higher irradiance. With nitrogen supply increasing，the speed of growth of *I. delavayi* was accelerated，which was benefit to the reproduction and next-year growth. When nitrogen supply was

---

基金项目：中国科学院西部之光人才培养项目，重要野生植物种质资源采集保存技术规范和标准研制及整合共享”项目 (2005DKA21006)，国家自然科学基金 (30870239)

通讯作者：Author for correspondence；E-mail：huhong@mail.kib.ac.cn

收稿日期：2008-04-02，2008-07-03 接受发表

作者简介：雷鸣 (1983-) 女，硕士研究生，主要从事高山植物生理生态研究。

more than 0.2 g kg, N, Chl and the thickness of mesophyll tissue, photosynthetic rate and RGR did not increase statistically. In a word, the optimum amount of nitrogen needed by the *I. delavayi* was about 220 - 230 mg kg soil.

Key words: *Incarvillea delavayi*; Nitrogen; Photosynthesis; Chlorophyll fluorescence; Growth

氮是植物生长所必需的矿质元素之一，在高海拔地区，土壤温度较低，微生物活动受限，从而导致土壤中氮含量不足，使氮成为限制高山植物生长的主要因子（Bliss，1971；Billings，1974）。在美洲洛基山脉和欧洲阿尔卑斯山的研究发现，施加氮磷钾肥均能促进一些高山植物的生长，而施氮的效果在三者中是最显著的（K mer，1999）。并且有研究表明，高山植物生长缓慢，生产力较低，与其体内氮含量较低有关（Atkin and Day，1996）。

氮与光合作用的关系非常密切（Evans，1983，1989；Evans and von Caemmerer，1996），因为植株将 75% 的叶氮分配给了叶绿体（Evans，1989），并且其中的 30%～50% 又分配给了 Rubisco（Grassi 等，2002）。此外，与光捕获和电子传递有关的一些酶也含有大量的氮（Evans，1989）。早在 1983 年，Chipin and Kedrowski（1983）就对菠菜进行了研究，发现当叶氮含量增加时，光合组分类囊体蛋白和可溶性蛋白中的氮含量相应增加，植株光合能力提高。随后，一些研究也得到类似结果（Evans and Terashima，1987；Grassi 等，2002）。由此可见氮素可以通过影响植株的叶氮含量来影响其在叶片中的分配格局，进而改变叶绿素、光捕获机制和 Rubisco 酶中的氮含量，并进一步影响植物的光合能力（王琪和徐程扬，2005）。但目前，有关氮素对高山植物叶氮分配以及光合作用影响的研究并不多。

红波罗花（*Incarvillea delavayi*）是一种具有块根的多年生高山花卉，为我国特有种，主要分布于我国云南西北部（大理、丽江、维西、中甸和德钦）及四川盐源和道孚 2 400～3 500（-3 900）m 的高山草坡上（中国科学院中国植物志编辑委员会，1990）。该地区温度较低，光照辐射强，适宜生长的季节短。在前期引种驯化过程中发现，施加氮肥后，红波罗花的生长情况明显好于野外生长的植株。这揭示氮素可能通过改变叶氮在各光合组分中的分配，提高了红波罗花对高光照和低温等不利高山环境的适应性，增强了光合能力，促进了生长。

本文以人工栽培的红波罗花为研究材料，比较了不同氮水平下其叶片性状、叶氮分配、气体交换特性、叶绿素荧光和生长参数的变化，其目的是研究在高山环境中，氮素对红波罗花光合作用和生长的影响，并从叶氮分配的角度探讨氮素对红波罗花环境适应性的影响，为其引种驯化以及规模化栽培提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与处理

供试材料为种植于香格里拉格桑花卉公司种植基地（海拔 3 260 m）的 3 年生红波罗花。2007 年 5 月 28 日将其移栽至高 30 cm，上下直径分别为 37 cm 和 21 cm 的塑料盆内，采用泥土：沙（鲜重）= 1∶3 的混合基质共 20 kg 进行种植，其中每盆定苗 3 株，每个处理 10 盆，置于塑料大棚中，每 3～5 d 浇一次水，并定期对其进行除草和病虫害防治。

施肥前混合基质养分含量为（云南省农业科学院植保土肥测试分析中心测定）：pH 为 7.83，有机质为 2.61%，全 N 为 0.265%，全 P 为 0.184%，全 K 为 1.599%，速效 N 为 101.06 mg kg（测定时将沙滤去，因此每盆中的速效 N 含量大概为 25 mg kg 左右），速效 P 为 31.7 mg kg，速效 K 为 43.86 mg kg。按土壤肥力的评价标准（北京林业大学，1981），此基质的有机质和速效磷含量较高，而速效氮和速效钾含量不足。待幼苗长出一段时间后，采用尿素对其进行氮处理：N_0（0 gN kg 基质），N_1（0.1 gN kg 基质），N_2（0.2 gN kg 基质）和 N_4（0.4 gN kg 基质），每个处理均分 3 次施用，并对所有处理施用适量钾肥。

1.2 试验方法

1.2.1 气体交换测量 2007 年 8 月 10 日～8 月 13 日从 8：00～18：00 采用便携式光合作用测定系统（LI-6400，Li-Cor Inc，Lincoln NE，USA）进行气体交换响应曲线测定，其中每个处理随机选择三株进行测量。

光响应曲线在 0～2 000 μmolm^{-2} s^{-1} 内 13 个水平（2 000、1 600、1 200、1 000、800、600、400、300、200、150、100、50、0 μmolm^{-2} s^{-1}）上测定，每一水平平衡 2 min 后，记录读数。测定条件为：叶温 20℃，CO_2 浓度 360 μmolmol^{-1}，空气流速为 500 μmols^{-1}，相对湿度在 50% 左右。最大净光合速率 A_{max} 通过光合助手软件（Photosyn

Assistan, V1.1, Dundee Scientific, UK) 计算得到。

CO_2 响应曲线在 0～2 000 μmolm^{-2} s^{-1} 内 13 个水平（0、50、100、150、200、300、400、600、800、1 000、1 200、1 600、2 000 μmolm^{-2}s^{-1}）上测定，每一水平平衡 3 min 后，记录读数。测定条件为：叶温 20℃，光照强度 1 200 μmolm^{-2} s^{-1}，空气流速为 500 μmols^{-1}，相对湿度在 50% 左右。最大羧化效率 V_{cmax}、光饱和电子传递效率 J_{max} 均通过光合助手软件计算得到。

1.2.2 叶绿素荧光测量 将测量材料暗适应 20 min 后，于每天早晨 7：30～8：30 间用仪器的检测光测定叶片的初始荧光（F_o），之后给一个饱和脉冲光（6 000 μmol s^{-1}m^{-2}，持续时间 0.8 s）测得最大荧光（F_m）。达到稳态时的荧光强度（F_t）、光照条件下的最大荧光（F_m'）以及最小荧光（F_o'）均采用 Li-6400-40 于测定光响应曲线的同时进行叶绿素荧光的测定。具体方法为：开始测量前，在饱和光强（1 200 μmolm^{-2} s^{-1}）和大气 CO_2 浓度（360 μmolm^{-2} s^{-1}）下诱导 20～30 min，待光合作用稳定后进行测量。其中每个光强度下平衡 2 min，待植株达到稳态后，测得该光强下的 F_t，这时给一个饱和脉冲（6 000 μmol s^{-1} m^{-2}，持续时间 0.8 s），测得 F_m'，然后打开远红光，6 s 后关闭，得到 F_o'。其余参数按如下公式计算：（1）$F_v\ F_m = (F_m - F_o)\ F_m$；（2）PhiPSII $= (F_m' - F_t)\ \ F_m'$；（3）$F_v'\ F_m' = (F_m' - F_o')\ F_m'$；(4) $qP = (F_m' - F_t)\ \ (F_m' - F_o')$；（5）$qN = 1 - (F_m' - F_t)\ \ (F_m' - F_o')$ (Maxwell and Jonhson, 2000)。

1.2.3 叶片性状的测定

1.2.3.1 叶绿素含量的测定 以进行气体交换测量后的叶片为材料，称量其重量，然后用二甲基甲酰胺进行固定，在黑暗中放置 3～4 d 后，用紫外分光光度计测定 647 nm 和 664.5 nm 波长下的 OD 值（UV-2550, Shimadzu, Kyoto, Japan），采用 Inskeep and Bloom (1985) 的方法进行计算。

1.2.3.2 比叶面积（SLA）的测定 每个处理分别采摘 6 片复叶，采用打孔称重法测定其叶面积，即每片复叶均使用打孔器采集叶圆片（面积为 0.28 cm^2），计下圆片数（n），并将其烘干至恒重（$W_{圆片}$），代入公式：SLA = n×0.28 $W_{圆片}$ 进行计算。

1.2.3.3 叶氮含量的测定 将上述用于 SLA 测定的叶片送至云南大学实验中心，采用有机元素分析仪（Vario EL, German）对其进行叶氮含量分析。

1.2.4 叶氮在光合组分中的分配 根据 Niinemets and Tenhunen (1997) 的模型进行计算：

$$N_R = \frac{V_{c\max}}{6.25 \times V_{cr} \times M_A \times N_m} \times N$$

$$N_B = \frac{J_{\max}}{8.06 \times J_{mc} \times M_A \times N_m} \times N$$

$$N_L = \frac{C_C}{N_m \times C_B} \times N$$

其中，N_R、N_B 和 N_L 分别表示分配给 Rubisco、生物力能学组分以及光捕获系统的氮量，6.25 和 8.06 分别为 Rubisco 中氮与蛋白质的转换系数（g Rubisco g^{-1} nitrogen in Rubisco）和生物能库中氮与细胞色素 f 间的转换系数（μmol cyf g^{-1} nitrogen），V_{cr} 为 12.6（μmolCO_2 g^{-1} Rubisco s^{-1}）（20℃），J_{mc} 为 131.9（μmol e$^-$ μmol^{-1} cyf s^{-1}）(20℃)，C_B 为 5.79 mmol chl·g^{-1} N，C_C 为叶绿素含量 (mmol chl g^{-1})，M_A 为单位叶面积干重（g m^{-2}），N_m 为单位质量的叶氮含量（g g^{-1}），N 为单位面积的叶氮含量（g m^{-2}）。

$N_T = N_R + N_B + N_L$，表示分配给光合组分的总氮量。

1.2.5 生长分析 在材料种植之前，将每株材料进行称量，并挂牌记录，8 月 13 日随机从每个处理中分别抽取 6 个植株样本进行烘干称量，最后将所得数据代入公式：RGR =（$\ln W_2 - \ln W_1$） （$t_2 - t_1$）(其中，RGR 为相对生长速率，W_1 为植株在 t_1 天的质量，W_2 为植株在 t_2 天的质量，$t_2 - t_1$ 为两次测量植株质量的间隔天数)，计算所得即为植株从种植日（5 月 28 日）到采样日（8 月 13 日）间的相对生长速率。

1.2.6 数据分析 采用 SPSS 10.0 (SPASS, Chicago, USA)。其中方差分析和显著性检验采用 ANOVA 和 LSD 方法或 Tamhane'T2（样本不具备同质性）。各参数之间的相关性分析采用相关分析。所有统计图均采用 SigmaPlot 10.0 绘制。

2 试验结果

2.1 氮素对叶性状的影响

从表 1 可知，红波罗花的叶氮含量（N）随施氮量的增加而增加，但 N_0 和 N_1 之间以及 N_2 和 N_3 之间差异不显著。叶绿素含量（Chl）在 N_0 处理最小，而后三者之间变化不大。施氮使 SLA 显著降低，通过相关性分析可知，SLA 与 N 以及 A_{max} 均成负相关关系（SLA = 20.04 - 2.42N，$r^2 = 0.57$，n = 12，$p < 0.01$；$A_{max} = 37.51 - 1.68$SLA，$r^2 = 0.61$，n = 12，$p < 0.01$）。

2.2 氮素对光合参数的影响

从表 2 可知，光合参数 A_{max}、J_{max} 和 V_{cmax} 均在 N_0 处理下最小，N_3 处理下最大，总体呈现随施氮量增加而增加的趋势，但 N_2 和 N_3 处理间，

表1　不同氮处理下的红波罗花叶氮含量（N），叶绿素含量（Chl）和比叶面积（SLA）

Table 1　Leaf nitrogen (N), leaf chlorophyll content (Chl) and leaf area per mass (SLA) of *I. delavayi* grown under different nitrogen levels

氮处理 N treatments	N (g m^{-2})	Chl (g m^{-2})	SLA (mm^2 mg)
N_0	1.77±0.17a	0.050±0.007a	17.46±0.40a
N_1	2.06±0.20a	0.107±0.018b	12.92±0.74b
N_2	2.82±0.22b	0.116±0.005b	12.25±0.71b
N_3	3.01±0.04b	0.110±0.011b	12.27±0.56b
p	< 0.01	< 0.05	< 0.001

表中数据为三次测量的平均值±标准误，同一列数据，右侧不同字母表示相互间差异明显；下同

The data were the means±SE of 3 separate measurements. In the same row, different letters indicated significant differences under different nitrogen levels; The same below

表2　不同氮处理红波罗花的光合参数

Table 2　Photosynthetic parameters of *I. delavayi* grown under different nitrogen levels

氮处理 N treatments	A_{max} (μmol m^{-2}s^{-1})	V_{cmax} (μmol m^{-2}s^{-1})	J_{max} (μmol m^{-2}s^{-1})	J_{max}：V_{cmax}
N_0	8.2±0.9a	20.3±2.3a	61.0±4.6a	3.03±0.12a
N_1	12.1±0.1b	39.0±5.5b	103.7±8.4a	2.73±0.31a
N_2	16.2±0.3c	46.7±1.8bc	189.7±22.8b	4.04±0.33b
N_3	17.8±0.8c	50.3±0.3c	206.7±15.2b	4.11±0.30b
p	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.05

A_{max}：大气 CO_2 浓度下最大净 CO_2 同化速率；V_{cmax}：最大羧化速率；J_{max}：最大电子传递速率；J_{max}：V_{cmax}：最大电子传递速率与最大羧化效率的比值

A_{max}: the maximum net CO_2 assimilation rate at ambient CO_2 concentration; V_{cmax}: the maximum rate of carboxylation; J_{max}: the maximum rate of electron transport; J_{max}: V_{cmax}: the ratio of the maximum rate of electron transport to the maximum rate of carboxylation

各参数变化不显著。J_{max}：V_{cmax} 在 N_0 和 N_1 处理以及 N_2 和 N_3 处理间无显著性差异，但 N_2 和 N_3 处理显著高于 N_0 和 N_1 处理。这主要是因为在施氮的3个处理间，J_{max} 的增加程度大于 V_{cmax}。

2.3　氮素对叶氮分配的影响

从表3可知，施氮后，叶氮在红波罗花Rubisco（N_R）、生物力能学组分（N_B）和捕光色素蛋白复合体（N_L）中的分配量均有所增加；在施氮的3个处理中，N_L 基本无变化，维持在0.020 g m^2 左右，但 N_R 和 N_B 均随施氮量的增加而增加，且后者的增加程度大于前者。

从图1可知，光合参数 A_{max}、J_{max} 和 V_{cmax} 与 N_T 均呈正相关关系，随光合组分中氮含量的增加而上升。

2.4　氮素对叶绿素荧光参数的影响

N_0 处理下的 F_v F_m 为0.722，低于其他3个处理（图2）。F_v' F_m' 和PhiPSII均随施氮量的增加而升高（图3：a，b）。qP的变化趋势与上两者一致，只是 N_0 和 N_1、N_2 和 N_3 处理下的qP曲线几乎两两重叠（图3：c）。qN的变化有些复杂，但总的来说，N_0 处理下最大，N_3 处理下最小，且从低到高光强，差异逐渐缩小（图2：d）。

表3　不同氮处理红波罗花叶氮在各光合组分中的分配

Table 3　The nitrogen partitioning in the photosynthetic machinery of *I. delavayi* grown under different nitrogen levels

氮处理 N Treatments	N_B (g m^{-2})	N_R (g m^{-2})	N_L (g m^{-2})	N_T (g m^{-2})
N_0	0.057±0.004a	0.257±0.030a	0.010±0.001a	0.32±0.04a
N_1	0.098±0.008a	0.495±0.070b	0.021±0.001b	0.61±0.07b
N_2	0.179±0.021b	0.593±0.022bc	0.022±0.001b	0.79±0.04c
N_3	0.194±0.014b	0.639±0.004c	0.021±0.001b	0.85±0.02c
p	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

N_R：Rubisco中的氮量；N_B：生物力能学组分中的氮量；N_L：捕光复合体中的氮量；N_T：光合组分中总氮含量

N_B: nitrogen content in bioenergetics; N_R: nitrogen content in Rubisco; N_L: nitrogen content in light-harvesting complex; N_T: nitrogen content in photosynthetic machinery

2.5　氮素对生长的影响

RGR 在 N_0 处理下为 3.40 mg $day^{-1}g^{-1}$，N_3 处理下为 15.91 mg $day^{-1}g^{-1}$，各处理间依次增加，其中，N_3 与 N_0、N_1 间具有显著性差异（图 4）。通过相关性分析可知，RGR 与 A_{max} 具有正相关关系（$RGR = -5.60 + 1.28A_{max}$，$r^2 = 0.49$，$p < 0.05$）。

3　讨论

叶片是植物进行光合作用的主要器官，叶片性状的改变直接影响植物的光合能力。施加氮肥后，红波罗花的叶氮含量显著增加，SLA 下降，并且 SLA 与 N 和 A_{max} 均成负相关关系。这是因为红波罗花为多年生宿根草本，地上部分每年都会枯萎，当施氮量增加时，红波罗花未将增加的叶氮分配给细胞壁等非光合组织，而是用于构建光合组织，使单位面积内的光合组织增多，最终植株的光合能力相应增强，这与 Moreno-Sotomayor 等（2002）对玉米的研究结果相同。

叶氮在各光合组分中的分配能直接影响植株光合系统中各组分功能的发挥。不施氮处理下，N_L 明显低于其它 3 个处理，与叶绿素的变化趋势相同。当植株严重缺氮时，红波罗花只将少量叶氮分配给光捕获系统，以防止植株光合机构被过剩光能损伤（McKinnon and Mitchell，2003）。在 N_1、N_2 和 N_3 处理中，N_L 基本保持不变，但 N_B 和 N_R 继续增加，这表明随施氮量的增加，植株将更多的叶氮投入到电子传递体和羧化系统中，进一步优化了叶氮分配，增加了电子传递和羧化能力，与其具有较高的光合能力是一致的。值得注意的是，在施氮的 3 个处理间，N_B 的增加程度大于 N_R，一方面高海拔地区光强较高，N_B 的增加有利于提高植株的光能转化效率，防止高光强对光合机构的损伤；另一方面，红波罗花 J_{max} V_{cmax} 相应

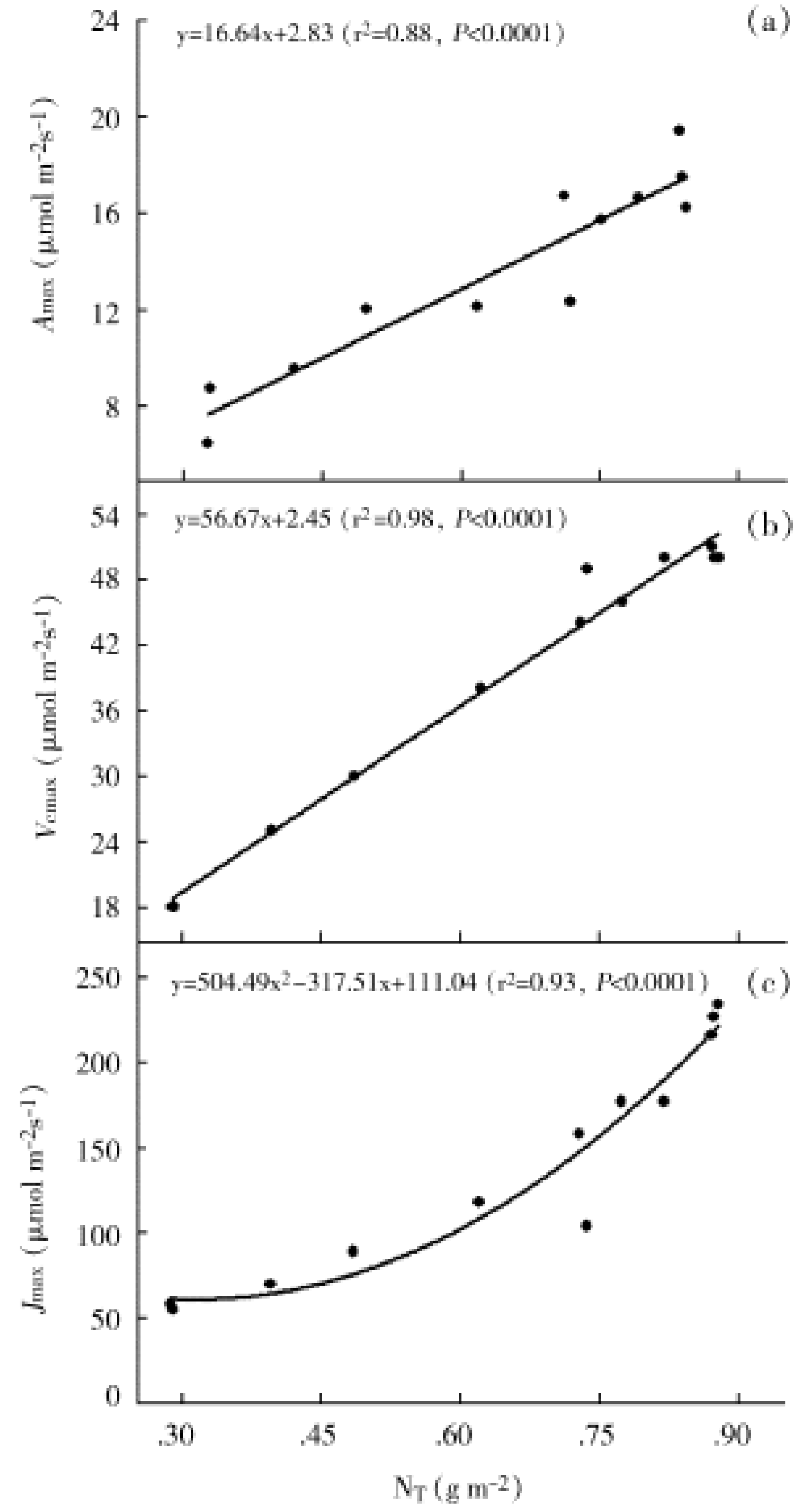

图 1　红波罗花光合组分氮含量（N_T）与（a）大气 CO_2 浓度下最大净 CO_2 同化速率（A_{max}）、（b）最大羧化速率（V_{cmax}）和（c）最大电子传递速率（J_{max}）之间的相关关系

Fig. 1　Correlation between nitrogen content in photosynthetic machinery（N_T）and（a）the maximum net CO_2 assimilation rate at ambient CO_2 concentration（A_{max}），（b）the maximum rate of carboxylation（V_{cmax}），and（c）the maximum rate of electron transport（J_{max}）in *I. delavayi*

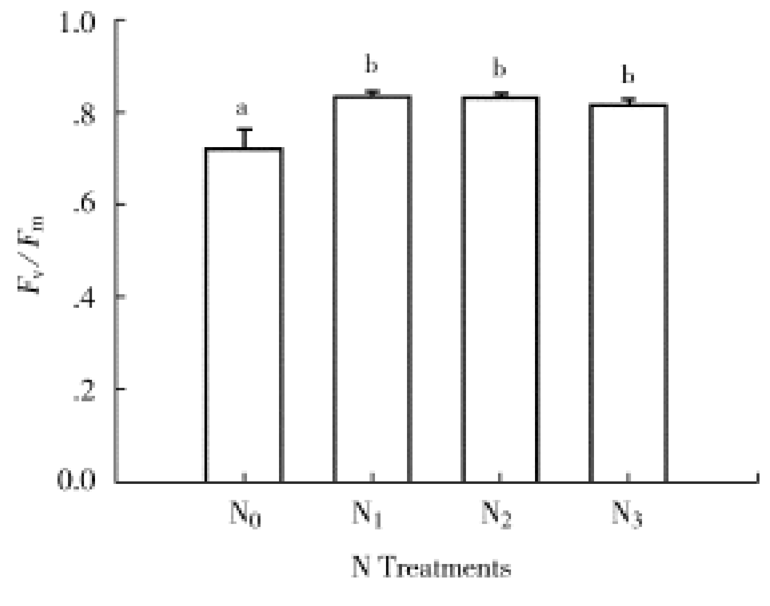

图 2　不同氮水平下，红波罗花最大光能转换效率（F_v F_m）的变化。误差线代表标准误（n = 3）。同一图中有相同字母者相互间差异不显著（$p < 0.05$）；下同

Fig. 2　Changes in the maximum photochemical efficiency of PSII（F_v F_m）in *I. delavayi* under different nitrogen levels. Vertical bars represent ±SE（n = 3）. In the same figure, different letters indicated significant differences under different nitrogen levels at 0.05 levels; The same below.

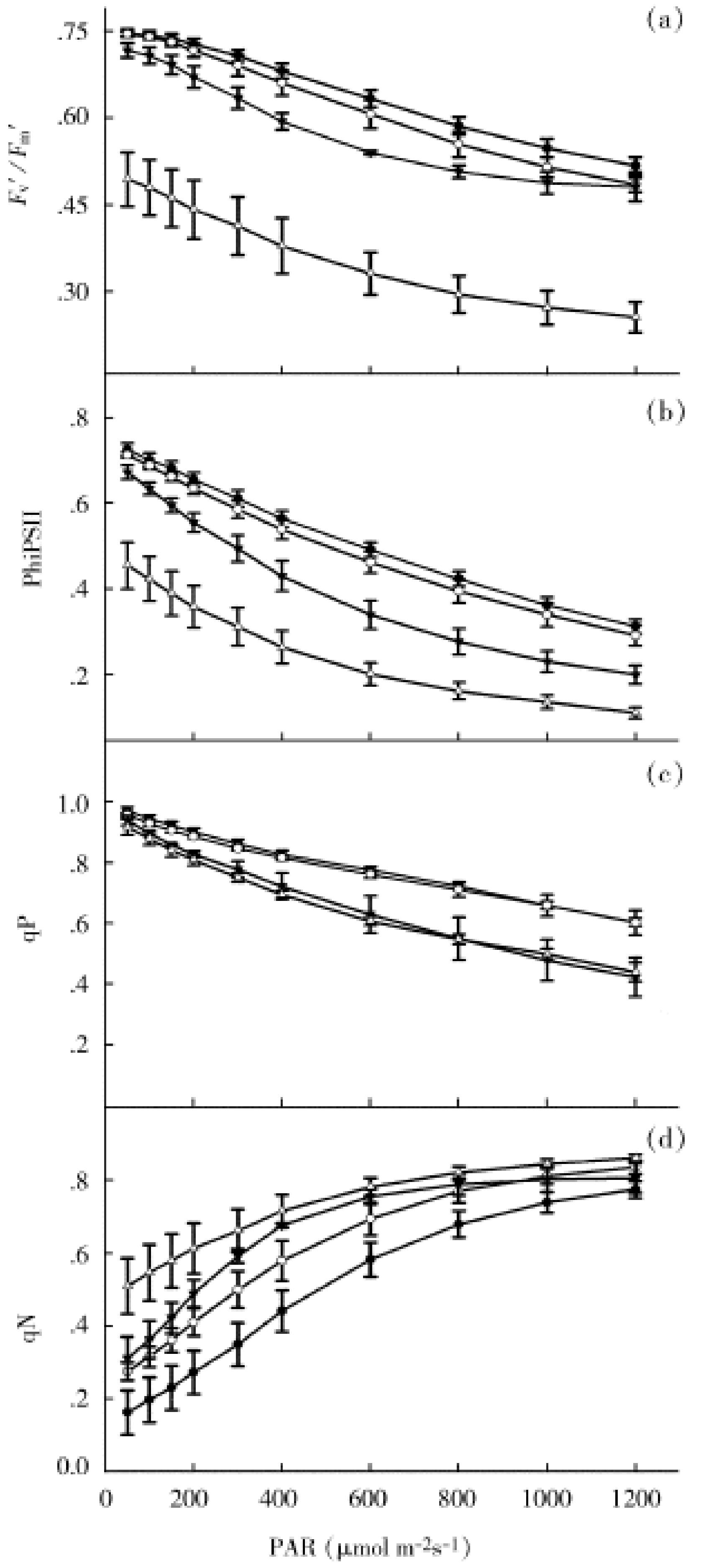

图 3　红波罗花在不同氮处理下 [N_0 (△), N_1 ( ), N_2 (○), N_3 (●)], (a) 开放的 PSII 反应中心的激发能捕获效率 (F_v′ F_m′)、(b) PSII 的光化学量子产额 (PhiPSII)、(c) 光化学淬灭系数 (qP)、(d) 非光化学淬灭系数 (qN) 在不同光强下的变化。每点代表三次测量的平均值, 误差线代表标准误

Fig . 3　The change of (a) efficiency of excitation capture by open PSII reaction centres (F_v′ F_m′), (b) quantum yield of PSII photochemistry (PhiPSII), (c) coefficient of photochemical quenching (qP) and (d) coefficient of photochemical non-quenching (qN) in *I. delavayi* under different nitrogen levels [N_0 (△), N_1 ( ), N_2 (○), N_3 (●)] . Each point is a mean of three measurements, and vertical bars represent±SE

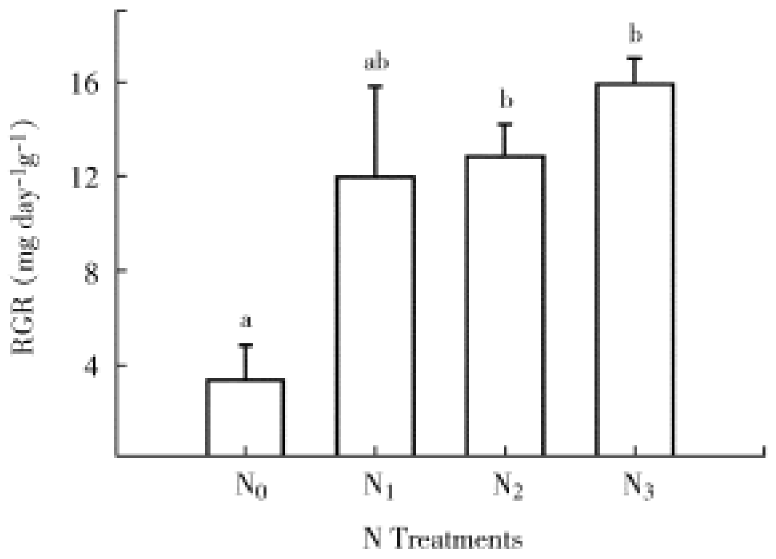

图 4　在不同氮处理下, 红波罗花相对生长速率 (RGR) 的变化 (n = 6)

Fig . 4　The changes of relative growth rate (RGR) of *I. delavayi* grown under different nitrogen levels (n = 6)

增加, 这与一些研究结果不同 (von Cawmmerer and Farquhar, 1981; Evans, 1983, 1989)。**高海拔地区, 气温较低, RuBP 再生过程对温度的敏感程度大于 CO_2 羧化反应, 因此** J_{max} V_{cmax} **增加有利于红波罗花在高山低温环境下进行光合作用, 维持高氮条件下高光合能力, 这与** Onoda **等** (2005) **所观察到的不同温度下,** *Polygonum cuspidarum* **的** J_{max} V_{cmax} **的变化一致。总的来说, 随施氮量增加, 红波罗花将更多的叶氮分配给光合系统, 并使各组分间的分配最优化, 有助于其适应高山特殊的气候特征, 提高了植株的光合能力。**

光能是植物进行光合作用的直接动力, 叶绿素荧光可以给出 PSII **状态的基本信息, 从光能利用效率方面反映氮对植株光合作用的影响。不施氮时, 叶氮含量过低, 虽然红波罗花已经减少了叶氮在捕光复合体中的分配, 并且** qN **也一直处于最高水平, 但植株捕获的光能仍然大大超过其光合作用所需, 导致** PSII **受损, 出现光抑制现象, 使叶片** F_v F_m **明显低于正常水平。施氮后,** F_v′ F_m′、PhiPSII **和** qP **提高,** qN **下降** (**图** 3), **这和** Lu **等对小麦和玉米的研究结果一致** (Lu and Zhang, 2000; Lu **等**, 2001)。**氮充足时,** CO_2 **同化效率高, 对同化力** (ATP **和** NADH) **的需求量相应增加, 此时** F_v′ F_m′、qP **和** PhiPSII **提高使得** ATP **和** NADH **的生成量增加, 从而使红波罗花的光能利用效率提高, 这与施氮量增加, 植株将更多的叶氮分配给** N_B **的结果是吻合的。**

作为一种多年生高山植物，为了适应不利的高山环境，红波罗花能够在冰雪融化后快速结束休眠进行生长（Holway and Ward，1965），**而此过程需要大量的碳水化合物以保证物质和能量的来源，因此其块根内储藏的碳水化合物对植株来年的生长发育非常重要。光合作用是植株获取碳水化合物的唯一途径，施氮量增加，红波罗花的**$A_{\max}$**升高，与** RGR **呈正相关关系，表明施氮能够促进单位时间内碳水化合物积累量的增加，有利于红波罗花在高山恶劣生存环境中快速恢复生长。**

综上所述，施加氮肥后，红波罗花通过改变叶氮在叶片中的分配格局：N_L**、**N_B**、以及** N_T **均随施氮量的增加而增加，并且** N_B **的增加程度大于** N_L **和** N_R**，改善了植株对外界高光强和低气温的适应，提高了植株的光能利用效率，增强了其光合能力，**RGR **也随之增加，这对红波罗花当年的开花繁殖，以及来年的生长发育都是非常有利的。但是，当施氮量增加到一定程度后，红波罗花的光合能力和** RGR **不再显著增加，因此当土壤纯氮量约为** 220～230 mg kg **左右（其数值为本试验单位重量的基质中速效氮含量与施加纯氮量之和），即能满足红波罗花较佳生长所需。**

致谢 李存信研究员对本文修改提出宝贵意见，关志洁在试验过程中给予的大力帮助。许琨在仪器使用上给予指导。同时感谢香格里拉县云南格桑花卉公司熊灿坤先生在试验材料以及试验场地方面给予的极大帮助和支持。

〔参考文献〕

中国科学院中国植物志编辑委员会，1990．中国植物志［M］．北京：科学出版社，69：44—45

北京林业大学，1981．土壤学［M］．北京：中国林业出版社

Atkin OK，Day DA，1990．A comparison of the respiratory process and growth rates of selected alpine and lowland plant species［J］．*Australia Journal of Plant Physiology*，17：517—526

Billings WD，1974．Adaptations and origins of alpine plants［J］．*Arctic and Alpine Reseach*，6：129—142

Bliss LC，1971．Arctic and alpine plant life cycles［J］．*Annual Review of Ecology and Systematics*，2：405—438

Chapin FS III，Kedrowski RA，1983．Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous trees［J］．*Ecology*，64：376—391

Evans JR，1983．Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat（*Triticum aestivum* L．）［J］．*Plant Physiology*，72：297—302

Evans JR，Terashima I，1987．Effects of nitrogen nutrition on electron transport components and photosynthesis in spinach［J］．*Australia Journal of Plant Physiology*，14：59—68

Evans JR，1989．Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants［J］．*Oecologia*，78：9—19

Evans JR，von Caemmerer S，1996．Carbon dioxide diffusion inside leaves［J］．*Plant Physiology*，110：339—346

Grassi G，Meir P，Cromer R *et al.*，2002．Photosynthetic parameters in seedlings of *Eucalyptus* grandis as affected by rate of nitrogen supply［J］．*Plant Cell and Environment*，25：1677—1688

Holway JD，Ward RT，1965．Phenology of alpine plants in Northern Colorado［J］．*Ecology*，46：73—83

Inskeep WR，Bloom PR，1985．Extinction coefficients of chlorophyll a and b in N，N-dimethyformanide and 80% acetone［J］．*Plant Physiology*，77：483—485

Körner C，1999．Alpine Plant Life：Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystem［M］．Germany：Springer-Verlag Berlin Heidelberg

Lu CM，Zhang JH，2000．Photosynthetic CO_2 assimilation，chlorophyll fluorescence and photoinhibition as affected by nitrogen deficiency in maize plants［J］．*Plant Science*，151：135—143

Lu CM，Zhang JH，Zhang QD *et al.*，2001．Modification of photosystem II photochemistry in nitrogen deficient maize and wheat plants［J］．*Journal of Plant Physiology*，158：1423—1430

Maxwell K，Johnson GN，2000．Chlorophyll fluorescence—a practical guide［J］．*Journal of Experimental Botany*，51：659—668

McKinnon LM，Mitchell AK，2003．Photoprotection，not increased growth，characterizes the response of Engelmann spruce（*Picea engelmannii*）seedlings to high light，even when resources are plentiful［J］．*New Phytologist*，160：69—79

Moreno-Sotomayor A，Weiss A，Paparozzi ET *et al.*，2002．Stability of leaf anatomy and light response curves of field grown maize as a function of age and nitrogen status［J］．*Journal of Plant Physiology*，159：819—826

Niinemets U，Tenhunen JD，1997．A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade tolerant species *Acer saccharum*［J］．*Plant and Cell Environment*，20：845—866

Onoda Y，Hikosaka K，Hirose T，2004．Seasonal change in the balance between capacities of RuBP carboxylation and RuBP regeneration affects CO_2 response of photosynthesis in *Polygonum cuspidatum*［J］．*Journal of Experimental Botany*，56（412）：755—763

von Caemmerer S，Farquhar GD，1981．Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves［J］．*Planta*，153：376—387

Wang Q（王琪），Xun CY（徐程扬），2005．Affects of nitrogen and phosphorus on plant leaf photosynthesis and carbon partitioning［J］．*Shandong Forestry Science and Technology*（山东林业科技），160：59—62